Lebensspuren mariner Krebse

Von

A. Papp, H. Zapfe, F. Bachmayer und A. F. Tauber

(Mit 11 Textabbildungen)

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Dezember 1946)

I. Spuren von Paguriden an rezenten Gastropodengehäusen

A. Papp (Wien)

Durch Dr. H. Zapfe wurde ich auf charakteristische Lebensspuren an Gastropoden aufmerksam gemacht, die sich in größerer Zahl in den tortonen Sanden des Wiener Beckens feststellen ließen. Es handelte sich dabei um Aufbrüche des letzten Umganges, welche in einzelnen Fällen auch auf den folgenden übergreifen können. Die relative Häufigkeit derartiger Gehäusebeschädigungen ließ biologische Faktoren vermuten und legte eine Untersuchung ihrer Entstehung nahe.

Beobachtungen an rezenten Tieren, die zur Deutung fossiler Lebensspuren herangezogen werden können, wurden in den letzten Jahrzehnten systematisch gesammelt. Ein wertvoller Hinweis fand sich bei R. v. Koenigswald[1]. Der Autor teilt mit, daß an den Küsten Sumatras und Javas Einsiedlerkrebse stellenweise in solchen Mengen vorkommen, daß man kein Schneckenhaus finden kann, das nicht von ihnen bewohnt wäre. Auf der dort gegebenen Abbildung zeigen einige Gehäuse (besonders deutlich das zweite Exemplar von links in der obersten Reihe) die typischen Beschädigungen, wie sie im Torton des Wiener Beckens auftreten. Dadurch entstand die

[1] R. v. Koenigswald, Wohnungsnot am Tropenstrand. Natur und Museum **62**, Frankfurt a. M. 1932, S. 360.

Vermutung, daß die fossilen Lebensspuren ebenfalls Einsiedlerkrebse als Urheber haben.

An Landschnecken wurden bei durch Ameisen zusammengetragenen Schalen auch solche abgebildet, die in der Art der Beschädigung jenen aus marinen Schichten ähnlich sehen (Natur und Museum 61, Frankfurt a. M. 1931, S. 370), auch von Kessel[2] Süßwasserschnecken, die vom Gelbrand zerstört wurden. Die Zahl der Beispiele läßt sich vermehren. Ehrenberg[3] stellte an von Paguriden bewohnten Gastropodengehäusen Mundrandbeschädigungen fest[4]. Dies und die Mitteilung von Koenigswald veranlaßten mich, in der zoologischen Station von Neapel Beobachtungen an lebenden Krebsen zu machen, um festzustellen, ob und in welcher Weise Krebse als Schneckenfresser auftreten können[5].

Für die Beobachtungen in Neapel wurden zuerst zwei annähernd gleich starke Paguriden (*Pagurus striatus*) verwendet. In das Aquarium gelegt, begaben sie sich sofort in die entgegengesetzten Ecken, wohin sie nach ihren Beutezügen immer wieder zurückkehrten. Als ein Exemplar von *Nassa mutabilis* vor einen der Paguriden geworfen wurde, nahm er das Beutetier sofort an, das sich bei Berührung durch Beine und Scheren des Paguriden tief in sein Gehäuse zurückzog. Darauf begann ein bewegtes Spiel der Gliedmaßen und Scheren, die versuchten, in die Öffnung des Gehäuses von Nassa zu gelangen. Die Schale wurde so lange gedreht und gewendet, bis die beiden Scheren den Außenrand der Schnecke zu fassen bekamen und ein kleines Stück ausbrachen.

---

[2] E. Kessel, Der Gelbrand als Schneckenfresser. Natur und Volk **68**, Frankfurt a. M. 1938, S. 572.

[3] K. Ehrenberg, Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebsen. Palaeobiologica **4**, Wien 1931.

[4] Größere Landschnecken sind oft in auffallenden Mengen in Spalten und Erdlöchern auf verschiedenen Inseln der Ägäis zusammengetragen. Die Zerstörung der Schale erfolgte bei den Anfangswindungen, die Mündung ist jedoch unbeschädigt. Als Urheber dieser auffallend gleichartigen Gehäusezerstörungen kommen in erster Linie Mäuse in Frage.

[5] Ich konnte die zu beschreibenden Aufbrüche an den Umgängen mariner Gastropoden rezent an der Kanalküste bei Boulogne und an der Küste von Lemnos (Ägäis) beobachten.

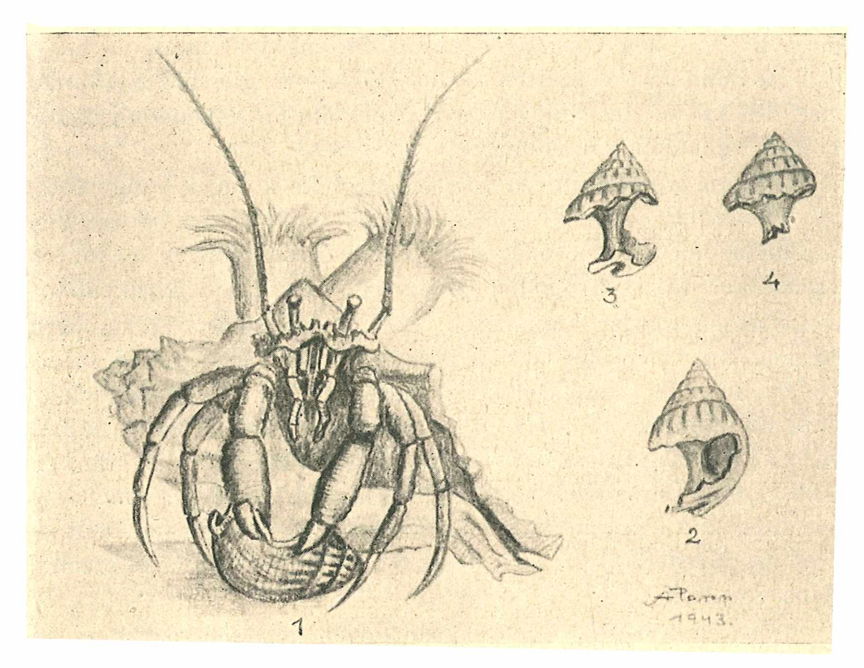


Abb. 1. Pagurid beim Aufbrechen eines Gehäuses von Nassa.
2—4 zeigen verschiedene Stadien der Gehäusezerstörung; 2 teilweise aufgebrochener Umgang; 3 Bandschnitt entlang des letzten Umganges; 4 Gehäuse, bei dem der letzte Umgang zum Großteil weggebrochen wurde.
(Nach einer in der zoologischen Station in Neapel angefertigten Skizze.)

Diese Tätigkeit wurde fortgesetzt, aber noch blieb der tief in das Schneckenhaus zurückgezogene Weichkörper des Tieres unbeschädigt. Scheinbar um auszuruhen, wurde das Schneckenhaus liegen gelassen, Scheren und Beine geputzt. Der Weichkörper von Nassa trat aus dem Gehäuse, das Tier begann langsam fortzukriechen. Da wurde es von neuem angefallen und zog sich zurück. Wieder begann der Krebs Schalenstück um Schalenstück aus dem letzten Umgang zu brechen (Abb. 1), wobei diese des öfteren zum Mund geführt, als ungenießbar erkannt und fallen gelassen wurden. Endlich wurde der Weichkörper von Nassa selbst erreicht, aber nur kleine Stücke konnten aus dem muskulösen Fuß herausgerissen werden. Immer von neuem faßten beide Scheren in die nun schon entstandene Einbuchtung, brachen Schalenstücke aus, wobei nach

und nach ein den Umgängen spiral entlang laufendes, unregelmäßiges Band ausgeschnitten wurde, welches die gleichen Merkmale trug, die das fossile Material zeigte und die im folgenden „Bandschnitte" genannt sein sollen.

Das Ausbrechen einzelner Schalenstücke kann so lange fortgesetzt werden, bis der Durchmesser der Umgänge sich so verengt, daß die beiden Scheren nicht mehr hineinpassen oder bis der innere Haftmuskel des Gastropoden lahmgelegt und das Schneckenhaus leergefressen werden kann (Abb. 1, 3). In einzelnen Fällen wird bei den Versuchen, die letzten Weichteile des Gastropoden zu erreichen, auch der obere Teil der Spindel vom Gehäuse abgebrochen. Es bleibt dann nur vom letzten Umgang ein Spindelbruchstück und ein zackig ausgebrochener Rand an der oberen Naht erhalten (Abb. 1, 4). Derartige Beschädigungen sind die Regel bei hochgewundenen Gehäusen mit zerbrechlicher Spindel, zum Beispiel Terebra, Turritella (vgl. Koenigswald 1932, Abb. 3, senkrechte Reihe von links).

Wiederholt wurde ein Gehäuse liegen gelassen, nachdem an der Außenlippe Schalenstücke buchtförmig ausgebrochen wurden, es mögen dabei Fuß und Mantel des Gastropoden Beschädigungen erfahren haben, das Tier selbst blieb aber lebensfähig und konnte sein Gehäuse regenerieren. Häufig trat dies bei dickschaligen Gastropoden ein, bei hochgewundenen Arten, wo sich das Tier weit zurückziehen kann (*Turritellidae*), auch bei *Conidae*, die für ein exaktes Eingreifen der Scheren eine zu schmale Mundöffnung haben und überdies ihren Weichkörper weit in ihr Gehäuse zurückziehen können, ist es die Regel. Pleurotomen werden zum Teil vollständig aufgeschnitten, zum Teil nach anfänglichen Versuchen liegen gelassen, je nach der Stärke (und vielleicht auch Laune) des Angreifers.

Arten, die starke kalkige Deckel tragen, sind meist besser gegen Angriffe von Paguriden geschützt. *Natica hebraea* zog sich bei Angriffen regelmäßig in ihr Gehäuse zurück und verschloß es fest mit dem Deckel. Die Paguriden brachen nun von der Außenlippe in der geschilderten Weise kleine Schalenstücke ab, bekamen aber nur so viel mit den Scheren zu fassen, als von der Außenlippe

über den Deckel hervorragte. Die Versuche, das Gehäuse aufzubrechen, wurden so lange fortgesetzt, bis die Scheren an der Außenlippe keine Angriffsmöglichkeiten mehr fanden. Nach einigen vergeblichen weiteren Versuchen wurde das Schneckenhaus liegen gelassen. Es konnte also durch den Paguriden vom Außenrand nur ein schmaler Querstreifen abgesprengt werden, während das Tier selbst völlig unverletzt blieb. Bei Regeneration wird sich eine derartige Schalenbeschädigung nur an einer Wachstumsstörung quer zum Umgang erkennen lassen [6].

Starke Verdickungen und Wulstbildungen an der Außenlippe der Gastropoden bilden ebenfalls einen Schutz gegen Angriffe von Paguriden, weil die Sprengung einer versteiften Außenlippe oft die Kraft des Angreifers übersteigt. So wurde *Aporrhais pespelecani* niemals von Paguriden angegriffen, auch blieben Muriciden mit starker Außenlippe in der Regel verschont. Arten, deren Gehäusebau den Scheren des Krebses keine Angriffsmöglichkeiten bieten, z. B. *Cypreidae,* werden in der Regel verschont.

Außer den Paguriden wurden noch einige andere Krebse beobachtet:

Dromia vulgaris
Lambrus angulifrons
Eriphia spinifrons
Homarus vulgaris.

Mit Ausnahme von *Homarus*, der Muscheln zerbrach, wobei die Schalen aber zerdrückt wurden, zeigte keine der angeführten Arten eine Neigung, sich mit herumkriechenden Gastropoden zu befassen. Die Paguriden dagegen brauchten in der vierten Beobachtungswoche nur ein Drittel der Zeit, um ein Gastropodengehäuse zu zerbrechen, die sie in den ersten Tagen benötigten. Dies kann darauf hinweisen, daß sich Paguriden, die ich für die lebhaftesten (um nicht zu sagen intelligentesten) der von mir beobachteten Krebse halten muß, an die Molluskennahrung gewöhnen, wenn ihnen keine andere erreichbar ist.

---

[6] Alle Individuen von *Natica hebraea* waren mit Ausnahme eines einzigen kleinen Exemplars 14 Tage am Leben geblieben, während alle in das Aquarium gebrachten Exemplare von *Nassa mutabile* in der gleichen Zeit vernichtet wurden.

Die Gastropoden lassen sich auf Grund der von mir gemachten Beobachtungen, je nach ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Paguridenangriffe, folgendermaßen gruppieren:

1. Gastropoden, deren Gehäuse den Angriffen von Paguriden stark ausgeliefert sind.
   Voraussetzungen: Große Mundöffnung, dünne Außenlippe, z. B. *Ancillaridae*; die Krebse können hier relativ oft durch Schalenzerstörung in Form ausgeprägter Bandschnitte den Tod des Mollusken herbeiführen.

2. Gastropoden, die sich der Angriffe durch Paguriden entziehen können; die am Gehäuse entstandenen Beschädigungen können wieder verheilen.
   a) Deckeltragende Arten, z. B. *Naticidae*; es entsteht eine der Anlagelinie des Deckels entsprechende Beschädigung, die als zu den Umgängen quer verlaufende Wachstumshemmung kenntlich bleibt[7].
   b) Hochgetürmte Arten, z. B. *Turritellidae*; das Tier kann sich weit zurückziehen und wird vom Angreifer nicht erreicht.

   Pleurotomen nehmen eine Mittelstellung zwischen 1 u. 2 b ein.

3. Gastropoden, die gut geschützt sind und nur sehr selten von Paguriden befallen werden.

   Voraussetzungen: Dicke Schale, kleine Mundöffnung, verstärkte Außenlippe, z. B. *Aporrhais*.
   Gehäuse, die den Krebsscheren keine Angriffsmöglichkeiten bieten, z. B. *Cypreidae*.

Die Abbildungen bei R. v. Koenigswald zeigen eine Anzahl von Gastropodengehäusen, die zweifellos von Paguriden zerstört wurden, aber trotzdem in den erhalten gebliebenen Teilen von kleineren Einsiedlerkrebsen bewohnt sind. Es war nun reizvoll zu versuchen, fossile Beispiele dafür zu finden, wo ein Schneckenhaus von einem Paguriden in Form der Bandschnitte zerstört und der

---

[7] Bei Beurteilung dieses Merkmals sind alle jene Gehäuse auszuscheiden, deren Wachstumshemmungen immer an der gleichen Stelle liegen, also gleich alte Tiere betroffen haben. Dies ist auf andere Faktoren zurückzuführen.

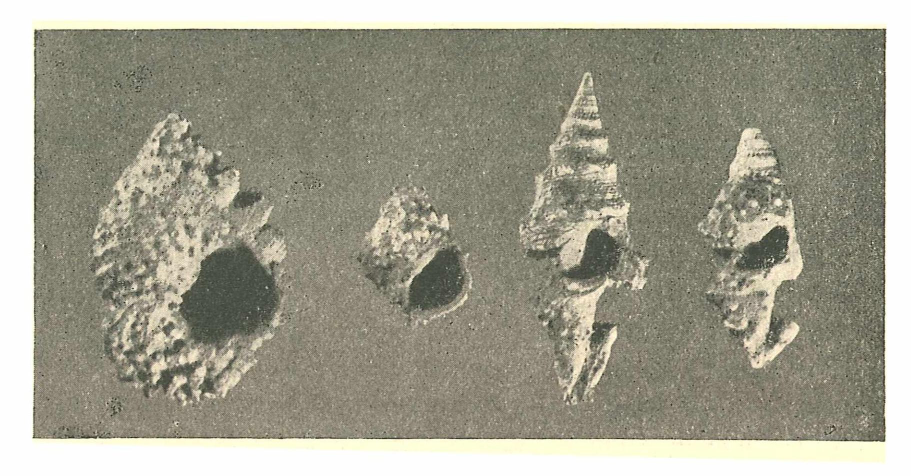


Abb. 2.
Links zwei Gehäuse aus dem Torton von Enzesfeld, mit Hydractinienbewuchs. Die Hydractinien bauen über den Mundrand hinaus, sie sind an der Stelle des Gehäuses, das bei der Bewegung des Paguriden auf der Unterlage aufliegt, abgeschliffen. Rechts zwei Gehäuse, die von Paguriden aufgesprengt wurden, wobei das Tier den Tod fand. Das Gehäuse wurde später von einem kleineren Paguriden besiedelt; der Hydractinienbewuchs zeigt am Beginn des intakt gebliebenen Gehäuseteiles Vorbaue, die den erstgenannten entsprechen.
(Originale der Sammlung H. Zapfe und A. Papp, Wien. Nat. Größe. Phot. H. Mayerhofer, Wien.)

Weichkörper ausgefressen wurde, der unbeschädigt gebliebene Teil aber einem kleineren Artgenossen noch als Wohnung dienen konnte.

Aus Enzesfeld (Torton, Wiener Becken) machte K. Ehrenberg 1931 prachtvolle Beispiele von Gastropoden mit Hydractinienbewuchs bekannt, für die eine Besiedelung durch Paguriden als erwiesen gelten kann. Dabei wird festgestellt, daß die Hydractinien über der Mundöffnung des Gastropoden in einigen Fällen einen trompetenartigen Vorbau anlegen[8] (Abb. 2, links). Bei Pleurotomen aus Enzesfeld ist nun zu sehen, daß die Gehäuse durch transversal den Umgängen entlang laufende Bandschnitte geöffnet wurden, was den Tod der Gastropoden zur Folge hatte. Das leere, halbzerstörte Gehäuse wurde später von einem Paguriden besiedelt.

---

[8] Rezente Schneckenschalen, die von Krebsen bewohnt wurden und weite Hydractinienvorbauten aufweisen, sind bei E. Kessel, Natur und Volk **68**, Frankfurt a. M. 1938, S. 428, abgebildet.

Am Ende des aufgebrochenen, also in dem noch geschlossenen Teil siedelte der Krebs und hinterließ seine Spuren in dem Hydractinienbewuchs in Form deutlicher Abschliffe, wobei die Hydractinien die weggebrochene Schale zum Teil ersetzen. In dem zerstörten Gehäuseabschnitt, welchen sie allseitig umwachsen, scheinen sie besonders gut an der freiliegenden Spindel gediehen zu sein (vgl. Abb. 2, rechts).

Wenn bei den vorliegenden Ausführungen als Urheber charakteristischer Beschädigungen an Gastropodenschalen (Bandschnitte) immer wieder auf Paguriden verwiesen wurde, so aus dem Grund, weil sie als Urheber derartiger Lebensspuren beobachtet werden konnten. Damit soll allerdings nicht gesagt sein, daß Schalenzerstörungen vom Typus der Bandschnitte immer mit Paguriden in Verbindung gebracht werden müssen, wie eingangs angeführte Beispiele zeigen. Sie können vielmehr immer dort auftreten, wo Feinde mit geeigneten Freßwerkzeugen vorhanden sind.

Die aus marinen Schichten des Tertiärs stammenden Gastropodengehäuse mit Bandschnitten werden in den meisten Fällen auf Paguriden zurückgehen. Paguriden stellen in den Meeren der Gegenwart einen wesentlichen biologischen Faktor für die Mollusken dar. An manchen Orten der tropischen Meere, aber auch schon im Mittelmeer ist manchmal kein Schneckenhaus ohne Besiedelung durch Paguriden zu sehen. Koenigswald wies darauf hin, daß an Spülsäumen alle Gastropodengehäuse verschleppt wurden, nur die Bivalvenschalen blieben liegen, ein Umstand, der bei Analyse eines solchen Vorkommens im fossilen Fall leicht außer Betracht bleiben könnte. Ein Gegenstück bildet die Verschleppung von Gastropoden durch Paguriden in Lemnos. Cerithiengehäuse wurden an der Flachküste hunderte Meter meerwärts, über ihren Lebensraum hinaus, in eine ganz andere Faunengemeinschaft verschleppt. Unter den verschleppten Gehäusen waren auch zwei Landschnecken, in welchen Paguriden siedelten und sich anscheinend sehr wohl fühlten.

Die Feststellung, daß Verdickung der Außenlippe bei Gastropoden einen Schutz gegen schneckenfressende Angreifer darstellen

kann, wurde von C. R. Boettger[9] für Landschnecken gemacht, die von Käfern (Carabiden) bedroht sind. Ähnliches kann auch für die marinen Gastropoden gefolgert werden. Angreifer sind in erster Linie Paguriden, die, oft in großer Zahl vorkommend, eine intensive Auslese unter den Gastropoden treffen und am ehesten solche Arten vernichten, die einem Angriff geringen Widerstand entgegensetzen können. Als Schutz gegen die Angriffstechnik der Paguriden bildet eine verstärkte Außenlippe bei marinen Gastropoden zweifellos eine wesentliche Rolle.

II. Spuren von Paguriden an tertiären Gastropodengehäusen

H. Zapfe

Im Laufe einer vieljährigen Sammeltätigkeit im Jungtertiär des Wiener Beckens sind mir eine Reihe von Gastropoden mit immer wiederkehrenden charakteristischen Beschädigungen aufgefallen. Auch verschiedene Wiener Sammler, vor allem Herr E. Weinfurter, haben derartiges Material aufgesammelt.

Zunächst waren es Pleurotomen und Ancillarien aus dem Torton von Enzesfeld und Gainfarn in Niederösterreich, an denen ich diese Beobachtungen machte. Sie wiesen alle einen vom äußeren Mundrand ausgehenden zackig ausgebrochenen Schlitz auf, der oft einen ganzen Umgang weit das Gehäuse geöffnet hatte, manchmal auch noch in ältere Windungen der Schnecke hinaufreichend. Diese Beschädigungen lassen sich in verschiedenen Stadien verfolgen, wie dies die Reihen der Pleurotomen und Ancillarien auf Abb. 3 zeigen. Ausgehend von einer unregelmäßig zackig ausgebrochenen Einbuchtung des äußeren Mundrandes bis zu extremen Endformen, bei denen das Gehäuse rundum wie mit einer Schere aufgeschnitten erscheint, sind alle Stufen vertreten. Diese Formen der Beschädigung konnten nur durch stückweises langsames Ausbrechen zustande kommen. Jede starke mechanische Einwirkung hätte das Gehäuse samt der Spindel eingedrückt.

---

[9] C. R. Boettger, Die Abwehr der Landschnecken gegen Käfer. Natur und Volk **64**, Frankfurt a. M. 1934.